574.0643
S 937

Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde
aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart 1. Juni 1966 Nr. 153

Dixidae aus dem Baltischen Bernstein, mit Bemerkungen über einige andere fossile Arten aus der Gruppe Culicoidea (Diptera Nematocera)

Von Willi Hennig, Stuttgart

Mit 21 Abbildungen

Die Dixidae des Baltischen Bernsteins eignen sich besonders gut zur Demonstration einiger der Probleme, die bei der Bearbeitung von Bernstein-Einschlüssen auftreten.

Zweifellos sind die Dixidae eine monophyletische Gruppe, aus der zur Zeit etwa 150 Arten bekannt sind. Bis in die neuere Zeit wurden sie als Unterfamilie der Culicidae angesehen (noch Martini 1929 und Edwards 1932). Heute gelten sie allgemein als eigene Familie. Von den Culicidae der älteren Autoren (Edwards, Martini) werden außer den Dixidae jetzt meist auch die Chaoboridae als eigene Familie abgetrennt (Hendel 1936/37; Stone, Knight & Starcke 1959). Wenn man diese 3 Familien, Dixidae, Chaoboridae und Culicidae (im engeren Sinne), aber einfach nebeneinanderstellt, dann kommt im System die unbestrittene und wohl unbestreitbare Erkenntnis nicht mehr zum Ausdruck, daß diese drei je für sich genommenen wohl sicher monophyletischen Gruppen zusammen wieder eine monophyletische Gruppe höherer Ordnung bilden. Man kann diese mit Hendel (1936/37) als „Superfamilie Culicoidea" bezeichnen. Innerhalb dieser Superfamilie stehen die Dixidae zweifellos den Chaoboridae + Culicidae als Schwestergruppe gegenüber. Die Chaoboridae sind mit den Culicidae also näher verwandt als mit den Dixidae. Rohdendorf (1962) bringt das dadurch zum Ausdruck, daß er die beiden Familien Chaoboridae und Culicidae in einer Familiengruppe Culicidea vereinigt. Ihr stehen als Schwestergruppe die Dixidea, mit der einzigen rezenten Familie Dixidae, gegenüber.

Man kann die bestehenden Verwandtschaftsbeziehungen im System wie folgt zum Ausdruck bringen:

Superfamilie Culicoidea
1. Familiengruppe Dixidea
   Familie Dixidae
2. Familiengruppe Culicidea
   a) Familie Chaoboridae
   b) Familie Culicidae

Dieses System bietet hinsichtlich der Möglichkeit, die monophyletischen Teilgruppen der Gesamtgruppe und ihre Verwandtschaftsbeziehungen darzustellen, keinerlei Vorteile gegenüber etwa den beiden folgenden Systemen:

Ross (1951)

Superfamilie Culicoidea
1. Familie Dixidae
2. Familie Culicidae
   a) Subfamilie Chaoborinae
   b) Subfamilie Culicinae

Edwards (1932)

Familie Culicidae
1. Subfamilie Dixinae
2. Subfamilie Culicinae
   a) Tribus Chaoborini
   b) Tribus Culicini

Alle 3 Systeme sind darin vollkommen gleichwertig, daß sie genau der in Abb. 1 dargestellten Stammbaumzeichnung entsprechen. Verschieden sind sie nur darin, daß den in gleicher Weise umgrenzten und einander ko- bzw. subordinierten Gruppen in jedem von ihnen ein anderer absoluter Rang zugesprochen wird. Die Frage, ob eines dieser 3 Systeme „richtiger" ist als die beiden anderen, kann überhaupt nur dann auftreten, wenn man der Ansicht ist, daß der absolute (kategoriale) Rang einer monophyletischen Gruppe etwas objektiv feststellbares ausdrücken sollte und auch ausdrücken kann. Mit dieser Frage habe ich mich zuletzt ausführlich in meiner Darstellung der Acalyptratae des Baltischen Bernsteins auseinandergesetzt (1965 c).

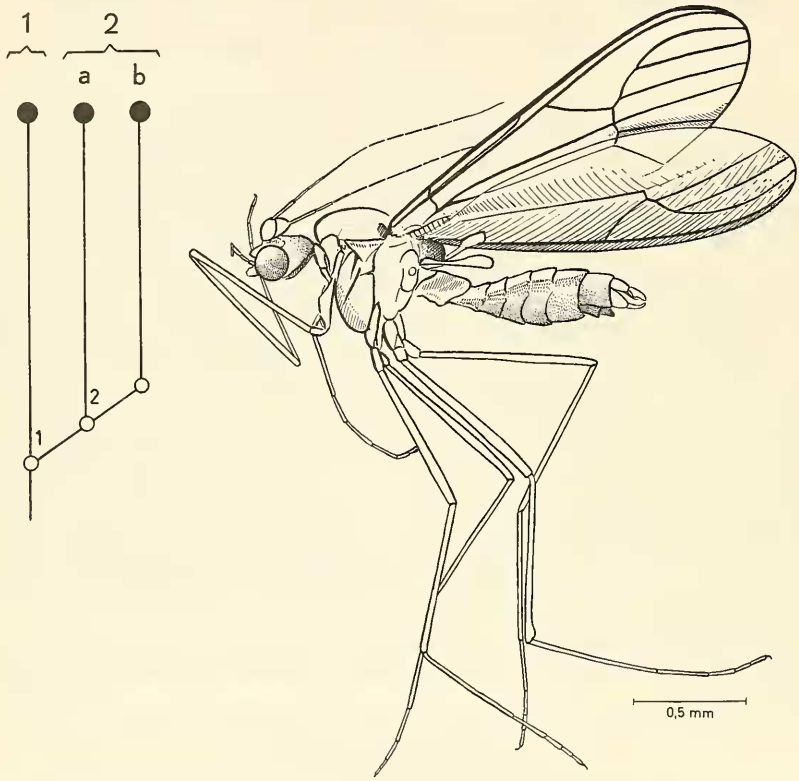

Abb. 1 (links). Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Teilgruppen der Culicoidea. Siehe dazu den nebenstehenden Text.
Abb. 2 (rechts). Holotypus von *Dixa minuta* Meunier (♂).

Soviel ist sicher, daß im phylogenetischen System der Grad der morphologischen Sonderstellung einer Gruppe deren kategorialen Rang nicht bestimmen kann, denn es könnte ja sein, daß z. B. die Gruppe 2 b von ihrer Schwestergruppe 2 a sehr viel stärker abweicht als diese von der Gruppe 1.

Eine sinnvolle Frage ist auf jeden Fall die nach der Lage der Verzweigungsstellen 1 und 2 (Abb. 1) in der Zeitskala der Erdgeschichte. Ihre Beantwortung würde uns das Alter der Gruppen 1, 2, 2 a und 2 b angeben, und damit wüßten wir auch, mit welchen anderen Tiergruppen wir sie in diesem genau bestimmten Sinne vergleichen dürfen. Die (ungefähre) Gleichaltrigkeit ist der einzige Maßstab, mit dessen Hilfe im phylogenetischen System die Vergleichbarkeit monophyletischer Gruppen festgestellt werden könnte, und wenn die Vergleichbarkeit durch den kategorialen Rang zum Ausdruck ge-

bracht werden soll, dann ist das Entstehungsalter einer Gruppe das einzige, wonach im phylogenetischen System deren Rang bestimmt werden kann.

Wenn also die Frage entschieden werden soll, ob eines der drei oben (S. 1) genannten Systeme den anderen vorzuziehen ist, dann wird zuvor die Frage untersucht werden müssen, wie alt die in diesem System unterschiedenen Gruppen sind.

Diese Frage ist, an Hand der damals vorliegenden Fossilienfunde, bereits von Edwards (1923) untersucht worden. Er kam zu dem Ergebnis, daß der Ursprung der Gesamtgruppe (Edwards nannte diese damals noch „Culicidae") im Mesozoikum gesucht werden müsse und daß die 3 Hauptgruppen (1, 2 a, 2 b in Abb. 1; Edwards nannte sie damals Dixinae, Chaoborinae und Culicinae) „existed in mid-Tertiary times much as they do to-day, and with almost identical characters". Die entscheidende Frage ist, w i e weit wir sie in das Mesozoikum zurückverfolgen können. Zu Edwards' Zeit (1923 und noch 1932) konnte keines der aus dem Mesozoikum von älteren Autoren beschriebenen Fossilien mit Sicherheit den Culicoidea zugeordnet werden. Leider hat sich daran seither wenig geändert.

Bode (1953) beschrieb zwar aus dem Oberen Lias von Niedersachsen eine Anzahl von Larven und Puppen unter der Bezeichnung „Ord. Diptera, Subord. Nematocera, Fam. Culicidae (?)". Stone, Knight & Starcke (1959) meinen dazu: „Possibly several of these are Chaoboridae. None seems to be Culicidae and some are probably not Diptera."

Wenn sich die Vermutung, daß einige von diesen Resten möglicherweise zu den Chaoboridae gehören, bestätigen sollte, dann wäre das von höchster Wichtigkeit; denn nach dem, was wir heute über die Verwandtschaftsbeziehungen der ältesten Teilgruppen der Culicoidea wissen, würde das bedeuten, daß im Oberen Lias bereits die 3 Familien der Culicoidea (Dixidae, Chaoboridae, Culicidae) existiert haben müssen. Man wäre dann zu der Annahme gezwungen, daß die beiden in Abb. 1 gezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes (1 und 2) bereits vor dem Oberen Lias (bzw. vor der Zeit, aus der Bode's Funde stammen) stattgefunden haben müssen.

Nichts in Bode's Beschreibungen und Abbildungen scheint mir aber so weittragende Schlüsse zu rechtfertigen.

Aus dem Oberen Jura (Malm) von Kara-tau hat Rohdendorf die Familie Dixamimidae (mit der einzigen Art *Dixamima villosa* Rohd.) beschrieben. Eine Abbildung des Flügels gab er zwar schon 1951 und weitere Abbildungen 1962, wirklich beschrieben wurde die Art aber erst 1964. Ich habe sie daher auch in meiner Arbeit von 1954 noch nicht erwähnt.

Nach Rohdendorf (vgl. den Stammbaum 1964, p. 258, Fig. 82) wären die Dixamimidae die Stammgruppe der rezenten Dixidae, nicht aber diejenige der übrigen Culicoidea (d. h. Culicidea = Culicidae + Chaoboridae). Wenn das richtig wäre, dann hätten wir im Malm den Terminus post quem non für die Entstehung des Schwestergruppenverhältnisses Dixidea — Culicidea, d. h. wenigstens die erste Verzweigung des Stammbaumes der Culicoidea (1 in Abb. 1) müßte vor dieser Zeit erfolgt sein.

Nach Rohdendorf's Abbildung unterscheiden sich die Dixamimidae von den rezenten Dixidae dadurch, daß, wie bei den Culicidea, die erste Gabelung des Radialsektors weit vor der Mündung von sc liegt, durch die nierenförmigen Augen und die 13 (nicht wie bei den Dixidae 14) kurzen und gedrungenen Glieder der Fühlergeißel.

Bei einer bestimmten Deutung dieser Merkmale (wenn man sie nämlich als plesiomorph, bezogen auf den Grundplan der Culicoidea, ansprechen dürfte) wäre es nicht unmöglich, die rezenten Dixidae von den Dixamimidae abzuleiten. Aber eben diese Deutung der Merkmale würde es auch gestatten, die Dixamimidae als Stammgruppe a l l e r Culicoidea anzusehen. Ich kann der Darstellung Rohdendorf's keinen einigermaßen überzeugenden Grund für die Annahme abgewinnen, daß uns in den Dixamimidae die Stammgruppe der Dixidae, und n u r der Dixidae, vorliegt, obwohl ich es durch-

SMITHSONIAN INSTITUTION MAY 16 1967

aus für möglich halte, daß im oberen Jura das Schwestergruppenverhältnis zwischen den Dixidea und Culicidea schon bestanden hat, zumal verschiedene Gründe (z. B. die Funde wahrscheinlich zu den Chironomoidea gehörender Formen) die Existenz wenigstens der Gesamtgruppe Culicoidea im Jura wahrscheinlich machen.

Unter diesen Umständen bleibt das Eocän diejenige Zeit, in der wir die 3 Familien der Culicoidea zuerst mit Sicherheit nachweisen können. Nach Edwards (1923) gehören „*Culex*" *damnatorum* Scudder und „*Culex*" *winchesteri* Cockerell aus dem Eocän von Nordamerika tatsächlich zu den Culicidae im heutigen, engeren Sinne (Culicinae bei Edwards; Gruppe 2 a in Abb. 1). Das bedeutet nach dem, was wir über die phylogenetische Gliederung der Gruppe wissen (Abb. 1), daß es im Eocän auch Dixidae und Chaoboridae gegeben haben muß. Diese beiden Familien sind zuerst in dem, vielleicht nicht viel jüngeren, Baltischen Bernstein nachgewiesen. Es ist recht merkwürdig, daß aus diesem keine Culicidae im modernen, engeren Sinne bekannt geworden sind (siehe dazu aber auch S. 14). Daß diese Familie zur Bernsteinzeit ebenfalls bereits existiert haben muß, geht nicht nur zwingend aus dem hervor, was wir über ihre Beziehungen zu den Chaoboridae und Dixidae wissen (Abb. 1), sondern auch aus den oben erwähnten Fossilienfunden im Eocän Nordamerikas.

Aus dem Baltischen Bernstein sind, wie Edwards (1923) berichtet, in alter Zeit mehrfach Culicidae (*„Culex"*) erwähnt, aber niemals beschrieben worden. Bei den Bernsteinfunden aus der Gruppe Culicoidea ergibt sich also das gleiche Bild, das wir von den Acalyptratae (Abb. 3 bei Hennig 1965 c) und anderen Gruppen kennen: Von mehreren nahe miteinander verwandten Gruppen sind nur oder fast nur die relativ ursprünglichen und heute artenarmen (bei den Culicoidea, siehe Abb. 1: Dixidae mit etwa 150 und Chaoboridae mit etwa 90 rezenten Arten), sehr spärlich aber die im ganzen gesehen abgeleiteten und heute artenreichen (Culicidae mit rund 2450 Arten) vertreten. Eine völlig befriedigende Erklärung für diese auffällige Tatsache steht noch aus. Da nun sicher feststeht, daß alle 3 Familien der Culicoidea bereits im Eocän vertreten waren, müssen die in Abb. 1 eingezeichneten Verzweigungen des Stammbaumes (1 und 2) bereits vor dieser Zeit erfolgt sein. Einschlüsse im Baltischen Bernstein können also bestenfalls über das Mindestalter von Teilgruppen (Unterfamilien, Tribus, Gattungen im Sinne der gegenwärtigen Systeme) etwas aussagen.

1. Familie Dixidae

Loew (1850) gab an, aus dem Bernstein 4 Arten der „Gattung *Dixa*" zu kennen. Beschrieben wurden später (von Meunier 1906) nur 2 Arten, *Dixa minuta* und *Dixa succinea*. Zu dieser Zeit, und noch viel später, vereinigte man auch noch alle rezenten Arten in der einen Gattung *Dixa*. Nachdem aber zunächst verschiedene Autoren mehrere Artengruppen zu Untergattungen vereinigt oder sogar als selbständige Gattungen von *Dixa* abgetrennt hatten, unterschied Nowell (1951) bei den Dixidae 3 Unterfamilien: Paradixinae, Meringodixinae und Dixinae. Andere Autoren (z. B. Hubert in Stone & alii 1965) sind ihm darin nicht gefolgt und bezeichnen die Unterfamilien Nowell's wieder als Untergattungen der einen Gattung *Dixa*. Das ist zunächst nicht so wichtig. Entscheidend ist die Frage, ob die von verschiedenen Autoren unterschiedenen „Unterfamilien", „Gattungen" oder „Untergattungen" monophyletische Teilgruppen der Dixidae sind oder nicht.

Aus der Merkmalsverteilung („Heterobathmie der Merkmale"; vgl. Hennig 1965 a) und auch aus dem von Nowell (1951) gezeichneten Stammbaum scheint mindestens hervorzugehen, daß zwischen den „Meringodixinae" und den „Dixinae" engere Verwandtschaftsbeziehungen bestehen. Bisher ist aber die Frage noch nicht geklärt, ob *Meringodixa* (1 Art in Kalifornien) eine besonders ursprüngliche Form ist, die den Dixinae im Sinne Nowell's als Schwestergruppe gegenübersteht, oder ob *Meringodixa chalonensis* Nowell nur als eine besonders stark abgeleitete Art der Gattung *Dixa* anzusehen ist.

Nicht sicher geklärt ist weiterhin die Frage, ob zwischen den Dixinae sens. lat. (incl. *Meringodixa*) und den Paradixinae ein Schwestergruppenverhältnis besteht oder nicht. Man könnte das annehmen, wenn sich die im folgenden versuchsweise gegebene Deutung der Merkmalsverteilung (— ursprüngliche, + abgeleitete Ausprägungsstufe) als gut begründet erweisen sollte:

Paradixinae	Dixinae
1⁻ Larven ohne Haarkronen auf dem Abdomen	1⁺ Larven mit dorsalen Haarkronen auf den Segmenten 2—7
2⁻ Erstes Glied der Fühlergeißel zylindrisch und wenigstens 5mal so lang wie breit	2⁺ Erstes Glied der Fühlergeißel spindelförmig, meist kürzer
3⁺ „Coxite" des männlichen Hypopygiums mit einem langen, unbehaarten Terminalfortsatz	3⁻ „Coxite" des männlichen Hypopygiums ohne langen Terminalfortsatz

Außer diesen von Edwards (1930) angegebenen Merkmalen nennt Nowell (1951) noch einige weitere, die aber zum Teil problematisch oder einer Deutung bisher nicht zugänglich sind.

Es scheint demnach, daß die Dixinae (incl. *Meringodixa*) als monophyletische Gruppe am besten begründet sind. Das Vorhandensein von Haarkronen auf der Dorsalseite des larvalen Abdomens (Merkmal 1^+) hängt nach Edwards (1930) vielleicht damit zusammen, daß die Larven der Dixinae in stärker strömendem Wasser leben als die der Paradixinae. Demnach darf man mit Edwards wohl annehmen, daß die abdominalen Haarkronen ein abgeleitetes Anpassungsmerkmal der Dixinae sind und daß sie bei den Paradixinae primär fehlen.

Schwieriger ist die Fühlerbildung der Imagines zu beurteilen. Zwar scheint es, daß die Fühlerentwicklung (2^-, 2^+) bei den Dixidae in Richtung auf eine Verkürzung ausgeht, wobei das 1. Glied spindelförmig verdickt und der Distalabschnitt der Geißel „haarförmig" wird. Es ist aber fraglich, ob es sich dabei um ein in allen Fällen brauchbares diagnostisches Merkmal handelt. Takahashi (1958) vermochte bei den von ihm beschriebenen 10 japanischen Arten die beiden Gruppen nach diesem Merkmal nicht zu unterscheiden.

Ähnlich steht es mit dem Terminalfortsatz am Grundglied der Zange des männlichen Hypopygiums (3^-, 3^+). Nach den Abbildungen Takahashi's scheint es, daß auch das Vorhandensein oder die Länge des Terminalfortsatzes für die japanischen Arten keine eindeutige Unterscheidung der beiden Gruppen ermöglicht. Das einzige bisher bekannte Merkmal, mit dem man vielleicht die Monophylie der Paradixinae begründen k ö n n t e, wenn es als abgeleitet zu deuten wäre (3^+), ist also sehr unsicher.

Trotzdem möchte ich glauben, daß die Paradixinae und Dixinae sens. lat. als zwei im wesentlichen monophyletische Teilgruppen der Dixidae, und folglich als Schwestergruppen, anzusehen sind. Dafür spricht die geographische Verbreitung der Dixinae, die nach der Morphologie und Ökologie der Larven wohl am sichersten als monophyletische Gruppe gelten können: Sie sind vor allem in der holarktischen Region, aber auch in Afrika, Madagaskar und in der orientalischen Region verbreitet. In Südaustralien, Tasmanien und Neuseeland werden sie durch die Gruppe *Neodixa—Nothodixa* vertreten, von der 4 Arten auch aus Süd- und Mittel-Chile beschrieben sind. Zwischen dieser Süd-Gruppe und den übrigen Dixinae liegen anscheinend breite Verbreitungslücken einerseits im papuanischen und andererseits im neotropischen Gebiet. Dieses Bild weist nach allen bisherigen Erfahrungen auf ein hohes Alter der Gruppe hin.

Die Paradixinae haben eine ganz ähnliche Verbreitung. Auch sie sind in Australien, Tasmanien und Neuseeland durch eine isolierte Artengruppe vertreten, die allerdings in Chile nicht nachgewiesen ist und der man bisher keinen eigenen Gattungs-

namen zuerkannt hat. Abweichend von den Dixinae sind die Paradixinae aber in der neotropischen Region durch eine besondere Artengruppe *(Dixella)* vertreten. Auch dieses Verbreitungsbild spricht für ein verhältnismäßig hohes Alter, und da die geographische Verbreitung bei beiden Gruppen etwa die gleiche Deutung nahelegt, ist es ziemlich wahrscheinlich, daß beide verhältnismäßig alte monophyletische Gruppen sind, auch wenn die morphologische Begründung dieser Annahme bei den Paradixinae zu wünschen übrig läßt.

Das wahrscheinlich hohe Alter der Dixinae und Paradixinae auf der einen und die geringen morphologischen Unterschiede der Imagines auf der anderen Seite lassen Edwards' Feststellung (1923), daß die aus dem Bernstein beschriebenen „*Dixa*"-Arten von den rezenten nur in geringfügigen Einzelheiten abweichen, als recht nichtssagend erscheinen. Man möchte wissen, zu welcher der beiden Unterfamilien, die nach dem geographischen Verbreitungsbild lange vor der Bernsteinzeit entstanden sein dürften, sie gehören, und man möchte, wenn möglich, darüber hinaus auch gern noch die Frage beantwortet haben, ob sie in der einen oder anderen Unterfamilie vielleicht sogar in bestimmte, noch engere Teilgruppen eingeordnet werden können, deren Entstehung vor der Bernsteinzeit dann ebenfalls gesichert wäre. Leider läßt sich diese spezielle Frage bis jetzt nicht beantworten, weil über das Gesagte hinaus die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der rezenten Arten noch nicht geklärt sind.

Mir liegen aus dem Baltischen Bernstein 7 Exemplare vor, die zu den Dixidae gehören. Das eine davon ist der Holotypus von *Dixa minuta* Meunier. Der Holotypus (zugleich das einzige vom Autor erwähnte Exemplar) der 2. von Meunier (1906) beschriebenen Art ist verschollen. Als Neotypus dieser Art „*Dixa succinea* Meunier" habe ich ein bisher nicht beschriebenes Exemplar ausgewählt, das dem geologisch-paläontologischen Institut der Universität Tübingen gehört.

Außerdem liegen mir noch 5 Exemplare aus dem Institut für Paläontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin vor, deren Kenntnis ich Herrn Dr. Jaeger verdanke. Sie stammen aus der Sammlung Berendt und sind größtenteils, zweifellos von Loew, mit Namen bezeichnet:

1 Exemplar als „*Dixa* ♂ sp. 1 *filicornis*". Es ist im folgenden (S. 11) als *Paradixa filiforceps* beschrieben.

1 Exemplar als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*". Identisch mit *Dixa minuta* Meunier (siehe S. 7).

1 Exemplar als „*Dixa* sp. 2 *distans* ♀". In Wirklichkeit ein 1 ♂ und nicht zur gleichen Art gehörend wie das vorstehend genannte Exemplar. Im folgenden als *Paradixa distans* beschrieben (S. 11).

1 Exemplar als „*Dixa* Dr. B.". 1 ♂, das offenbar zur gleichen Art gehört wie das vorstehend erwähnte Tier, also *Paradixa distans* (S. 11).

1 Exemplar „*Dixa* sp. 3 *contigua* ♀". Als ♀ nicht näher bestimmbar und daher im folgenden nicht weiter berücksichtigt.

Es kann kaum einen Zweifel darüber geben, daß es sich um das Material handelt, auf Grund dessen Loew (1850) das Vorkommen von 4 Arten der „Gattung *Dixa*" im Bernstein angab. Die Namen und Beschreibungen dieser Arten sind von Loew aber niemals veröffentlicht worden.

In dem gesamten Material, das mir aus dem Bernstein vorliegt, lassen sich 4 Arten deutlich unterscheiden. Die eine von ihnen, *Dixa minuta*, scheint mir zu den Dixinae zu gehören. Genaueres darüber ist bei der Besprechung dieser Art gesagt (siehe unten, S. 7). Die drei anderen Arten zeigen mit aller Deutlichkeit die diagnostischen Merkmale der Paradixinae. Leider ist gerade die systematische Gliederung dieser Gruppe durchaus undurchsichtig. Man könnte von der Arbeitshypothese ausgehen, daß drei im wesentlichen monophyletische Artengruppen zu unterscheiden sind:

1. Eine australisch-neuseeländische Artengruppe (7 Arten in N. S. Wales, Tasmanien und Neuseeland).
2. Eine holarktische Artengruppe (etwa 50 Arten), zu der auch die aus Südafrika beschriebene *P. harrisoni* Freeman 1956 gehört.
3. Eine neotropische Artengruppe (etwa 12 Arten), die auch als eigene Gattung, *Dixella,* abgetrennt worden ist.

Diese Arbeitshypothese müßte in der Zukunft entweder verifiziert oder widerlegt werden. Nach unseren sonstigen Erfahrungen möchte man annehmen, daß die australisch-neuseeländische Artengruppe (1) zuerst, und zwar vor der Bernsteinzeit, isoliert wurde und daß die holarktische und neotropische Artengruppe näher miteinander verwandt sind. Es ist auch möglich, daß einige holarktische Arten mit der neotropischen Gruppe *(Dixella)* näher verwandt sind als andere. Nowell (1951) vermutet von *Dixella,* „that this genus has had a relatively recent origin and is still in the position of establishing itself". Wenn es gelingen sollte, die Gruppe *Paradixa—Dixella* in mehrere monophyletische Artengruppen aufzulösen, deren Verwandtschaftsbeziehungen (Schwestergruppenverhältnisse) aufzuklären und einer von ihnen die Bernsteinfossilien zuzuordnen, dann könnte man im günstigsten Falle einen Anhalt zur Beurteilung des Zeitpunktes gewinnen, an dem die Vorfahren von *Dixella* in Südamerika eingewandert sein müssen. Ob das ohne Kenntnis der Morphologie und Ökologie der Larven, allein mit Hilfe der trivialen Imaginal-Merkmale jemals möglich sein wird, ist allerdings sehr fraglich. Auf jeden Fall ist auch hier zunächst die unzulängliche systematische Durcharbeitung der rezenten Arten eines der größten Hindernisse für die vollständige Auswertung der uns durch die Fossilien vielleicht gebotenen Möglichkeiten.

Wie oben erwähnt, leben die Larven der rezenten Paradixinae nach Edwards in stagnierendem oder langsam fließendem Wasser. Es ist deshalb vielleicht nicht uninteressant, daß zusammen mit dem Neotypus von *Paradixa succinea* (Meunier) im gleichen Bernsteinblock auch eine zu den Simuliidae gehörende Puppe (Prothorakalhorn mit 6 Ästen) eingebettet liegt. Da die Larven der Simuliidae auf fließendes Wasser angewiesen sind, deutet das auf die Nähe eines (wahrscheinlich langsam) fließenden Gewässers hin, in dem auch die Larven von *Paradixa succinea* gelebt haben.

Dixa minuta Meunier 1906 (Abb. 2, 4, 5, 8, 14, 15)

1906 Meunier, Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 4, p. 395, Taf. XVI, Fig. 7: Flügel.

Holotypus: 1 ♂ Nr. Z 7082, Bernsteinsammlung Königsberg (z. Zt. Geologisch-Palaeontologisches Institut der Universität Göttingen).

Weiteres Material: 1 ♂ im Institut für Palaeontologie und Museum der Humboldt-Universität Berlin, Coll. Berendt, mit der handschriftlichen, offenbar von Loew stammenden Angabe: „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans* Original Dr. B."

Meunier (1906) hatte für das einzige ihm bekannte Exemplar (♂) dieser Art die Nummer 7080 angegeben. Es ist wahrscheinlich, daß die Abweichung auf einem Versehen Meunier's beruht und daß das einzige erhaltene Exemplar in der Bernsteinsammlung Königsberg wirklich der Holotypus ist, zumal es auch ausdrücklich als Original zu der Arbeit Meunier's bezeichnet ist. Das Männchen aus der Sammlung Berendt stimmt sehr gut mit diesem Holotypus überein.

Die Art unterscheidet sich von allen anderen Dixidae, die mir aus dem Bernstein vorliegen, durch die wesentlich geringere Körpergröße und die deutlich kürzeren Fühler (vgl. Abb. 2 mit Abb. 6). In der Fühlergeißel besteht eine deutliche Grenze zwischen dem 3. und 4. Glied (Abb. 5): Die Geißelglieder 1—3 sind verhältnismäßig dick und leicht spindelförmig, die folgenden Glieder schlank, fadenförmig. Besonders deutlich ist das bei dem Exemplar aus der Sammlung Berendt, bei dem die Fühler besser erhalten sind als beim Holotypus. Aber auch bei diesem ist das Merkmal unverkennbar. Das 1. Geißelglied scheint länger zu sein als bei den rezenten europäischen Arten. Allerdings sind die Angaben über die Länge des 1. Geißelgliedes bei den Dixinae wider-

spruchsvoll. Nowell (1951) gibt (p. 227) zur Unterscheidung der Dixinae und Meringodixinae an: 1. Geißelglied 4mal so lang wie breit (Dixinae) oder 6mal so lang wie breit (Meringodixinae), in der Beschreibung der Dixinae aber (ebenfalls p. 227) 1. Geißelglied wenigstens („at least") 3- bis 4mal so lang wie breit, in der Beschreibung der Gattung *Dixa* (p. 228) aber: 1. Geißelglied 3- bis 4mal so lang wie breit, selten weniger oder mehr. Wahrscheinlich ist die Form entscheidender als die Länge. Bei *Dixa minuta* ist das 1. Geißelglied wenigstens etwa 7mal so lang wie breit. Wahrscheinlich wird man diese Art eher mit den rezenten ostasiatischen als mit den europäischen Arten vergleichen müssen. Leider hat Takahashi (1958) nicht zwischen *Dixa* und *Paradixa* unterschieden.

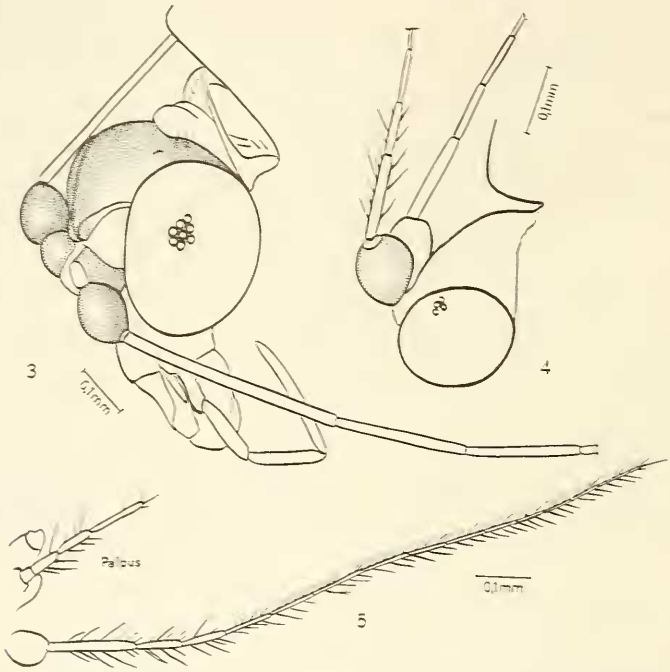

Abb. 3—5. Kopf und Fühler von *Paradixa succinea* Meunier (3: Neotypus), *Dixa minuta* Meunier (4: Holotypus; 5: das von Loew als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*" bezeichnete Exemplar der coll. Berendt, Geolog.-Palaeontolog. Museum Berlin).

Schon Edwards (1923) hatte, wahrscheinlich auf Grund der zutreffenden Abbildung Meunier's, auf die Übereinstimmung des Flügelgeäders mit der rezenten *Paradixa obscura* Loew hingewiesen. Die r-m-Querader liegt ziemlich weit von der 1. Gabelung des Radialsektors (Abb. 8). Das ist bei beiden Exemplaren von *minuta*, die mir vorliegen, deutlich. Die rezente Art *obscura* gehört aber eindeutig zu *Paradixa*. Enderlein hatte auf Grund dieses Merkmals für *obscura* die Gattung *Dixina* errichtet. Sie wird aber von den meisten neueren Autoren (außer Takahashi 1958) nicht anerkannt. Jedenfalls gibt es keine Anzeichen dafür, daß *minuta* mit *obscura* oder anderen *Paradixa*-Arten, die das gleiche Merkmal besitzen, näher verwandt sein könnte. Bei den Dixinae ist die proximale Lage der r-m-Querader nach Edwards für die ganze Südgruppe *Neodixa*—*Nothodixa* charakteristisch. Aber auch mit dieser ist *D. minuta* sicherlich nicht näher verwandt. „*Dixina*" *subobscura* Takahashi, bei der die r-m-Querader ebenfalls vor der Gabelung des Radialsektors liegt, könnte nach den Abbildungen der Fühler wohl zu den Dixinae gehören.

Dafür, daß die Lage der r-m-Querader bei *minuta* kein ganz zufälliges Merkmal ist, spricht die Tatsache, daß aus dem Ober-Oligocän von Aix-en-Provence eine 2. Art (beschrieben als *Eriopteritis tertiaria* Meunier) mit diesem Merkmal bekannt ist. Edwards (1923) sprach die Vermutung aus, daß diese Art mit *minuta* aus dem Baltischen Bernstein identisch sein könnte. Das wird sich schwerlich beweisen lassen. Théobald (1937) hat dieselbe Art (wie er selbst annimmt) vom gleichen Fundort unter dem Namen „*Dixa hyalipennis*" überflüssigerweise neu beschrieben.

Nowell (1951) hat als weiteren Unterschied zwischen Paradixinae und Dixinae die „Bezahnung" auf der Unterseite der Krallen des Männchens angegeben. Bei den Dixinae sollen „long fine teeth" auf der Unterseite der Krallen der Mittel- und Hinterbeine, bei den Paradixinae „short fine teeth" auf der Unterseite der Krallen aller Beine vorhanden sein. Ich kann in diesem Merkmal keinen Unterschied zwischen *Dixa minuta* und den anderen Arten aus dem Bernstein finden. Es scheint mir aber sehr fraglich, ob sich die beiden Gruppen auch bei den rezenten Arten nach diesem Merkmal unterscheiden lassen. Auf jeden Fall ist bisher nur ein Bruchteil der Arten daraufhin untersucht worden.

Das von Edwards, Martini und Nowell angegebene Merkmal des Hypopygiums scheint nicht gegen die Zugehörigkeit von *D. minuta* zu den Dixinae zu sprechen. Nach Martini (1929/31) ist bei den Paradixinae in „der apikalen Gegend" des Basalgliedes (Basistylus bzw. Basimerus nach der gegenwärtigen Deutung, die in den Zangen nicht Gonopoden oder Styli, sondern Parameren sieht) ein langer Fortsatz vorhanden, während bei den Dixinae dieser Fortsatz nur schwach oder rudimentär entwickelt ist. Bei *Dixa minuta* ist ein solcher Fortsatz zwar vorhanden (Abb. 14, 15), er ist aber deutlich kürzer und anders geformt als bei den *Paradixa*-Arten aus dem Bernstein (Abb. 11—13). Während er bei diesen sehr schlank, an der Spitze gebogen und gänzlich unbehaart ist, läßt sich besonders bei dem Exemplar aus der Sammlung Berendt (Abb. 15) eine Behaarung deutlich erkennen. Zwar sind auch hier nicht alle längeren Haare erhalten, aber die von den Haarsockeln herrührende unregelmäßige Form der Begrenzung läßt keinen Zweifel über das ursprüngliche Vorhandensein der Haare bestehen. Der Fortsatz ist, was Länge und Behaarung anbelangt, nach der Abbildung Nowell's (1951) zu urteilen, etwa mit dem der Gattung *Meringodixa* zu vergleichen, die ja ebenfalls zu den Dixinae gehören dürfte (siehe oben). Ähnliche Fortsätze scheinen auch bei einigen ostasiatischen Arten vorhanden zu sein, die nach den Abbildungen der Fühler zu urteilen (Takahashi 1958) vielleicht zu *Dixa* gehören. Das Endglied (Dististylus, Distimerus) der männlichen Zangen besitzt in der Mitte der Innenseite einen vorspringenden Lappen, der mit einigen kurzen, kräftigen Dornen besetzt ist. Eine Flügelzeichnung ist bei *minuta* ebensowenig zu erkennen wie bei den anderen Dixidae aus dem Bernstein. Das bedeutet nicht unbedingt, daß sie auch bei den lebenden Tieren nicht vorhanden gewesen sein kann. Bei beiden Exemplaren sind die Flügel übrigens durch Luft getrübt, so daß auch eine etwa vorhandene Flächenzeichnung kaum erkennbar sein würde.

Als Körperlänge gibt Meunier 1½ mm an (siehe Abb. 2).

Paradixa succinea (Meunier 1906) (Abb. 3, 6, 7, 11)

1906 Meunier, Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 4, p. 395, Taf. XVI, Fig. 8, 9: Flügel, Palpus; *Dixa succinea*.

Neotypus: Geologisch-Paläontologisches Institut der Universität Tübingen, Nr. 1312/1.

Das einzige von Meunier (1906) beschriebene und abgebildete Exemplar (♂, Nr. 35) ist verschollen. In der Bernsteinsammlung Königsberg ist nur das von Meunier in der gleichen Arbeit unter dem Namen „*Dixa minuta*" beschriebene Exemplar vorhanden (siehe oben). Nach der Beschreibung Meunier's ist es unmöglich, zu entscheiden, ob er die vorliegende oder eine der nachstehend aus der Sammlung Berendt beschriebenen Arten vor sich hatte. Wenn man „*Dixa succinea* Meunier" nicht als nomen

dubium behandeln will, bleibt nichts anderes übrig, als den Namen willkürlich auf eine der vorliegenden Arten zu übertragen. Ich habe mich dafür entschieden, das oben bezeichnete Exemplar aus Tübingen als Neotypus der von MEUNIER beschriebenen Art anzusehen.

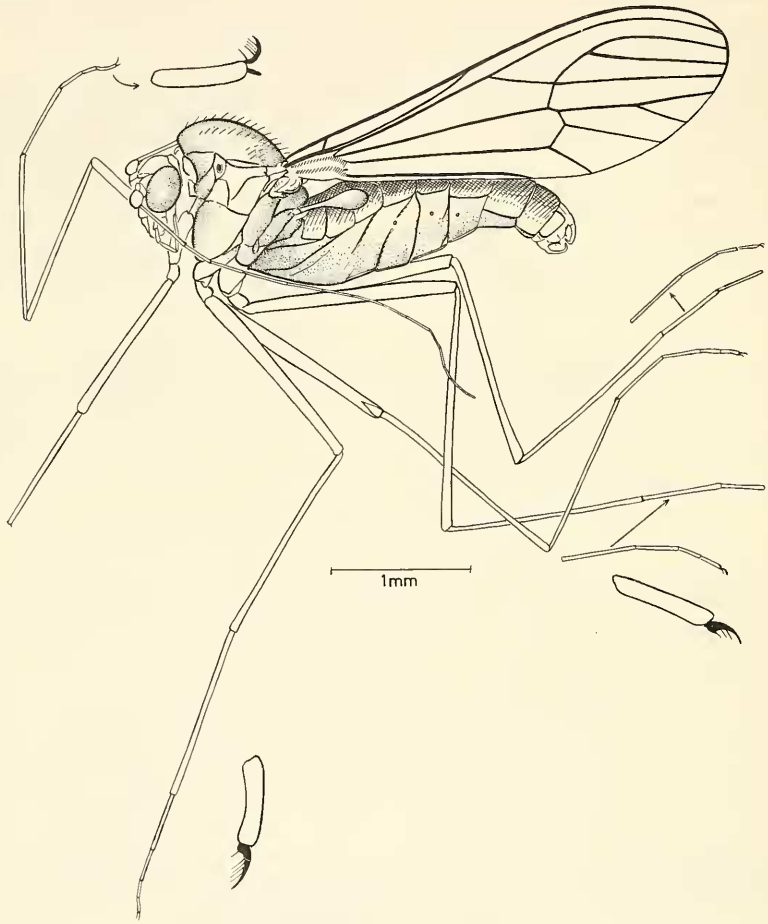

Abb. 6. *Paradixa succinea* Meunier (Neotypus).

Die langen Fühler mit ihrem sehr langen, zylindrischen 1. Geißelglied (Abb. 3) und der lange Apikalfortsatz am Grundglied (Basistylus, Basimerus) der männlichen Zangen sind diagnostische Merkmale der rezenten Paradixinae (siehe dazu oben S. 5). Die Fühlergeißel wird von der Basis zur Spitze allmählich dünner. Eine Grenze zwischen spindelförmig verdickten Basal- und schlanken fadenförmigen Distalgliedern ist nirgends zu erkennen.

Eine genaue Beschreibung dieser und der folgenden Arten hätte wenig Sinn. Um ihre Stellung innerhalb der Paradixinae zu klären, müßten zunächst die rezenten Arten sorgfältig durchgearbeitet werden (siehe dazu S. 6). In den Bestimmungstabellen (z. B. MARTINI 1929/31) werden auch nur Färbungsunterschiede angegeben, die bei den Bernsteinfossilien kaum zu erkennen sind. Wahrscheinlich müßten diese auch vor allem mit ostasiatischen, vielleicht auch nordamerikanischen Arten verglichen werden. Die ganz geringfügigen Unterschiede im Flügelgeäder (Abb. 7, 9, 10) haben wahrscheinlich

keinerlei Bedeutung. Namentlich Peus (1936) hat auf die individuelle Variabilität des Geäders bei rezenten Arten besonders hingewiesen. Das Endglied der Zangen (Dististylus, Distimerus) des männlichen Hypopygiums (Abb. 11) ist lang und schlank, von der Basis zur Spitze gleichmäßig verschmälert. Der Endabschnitt ist am Ende hakenförmig umgebogen. Von einer Behaarung ist auf der Innenseite dieses Endabschnittes nichts zu erkennen.

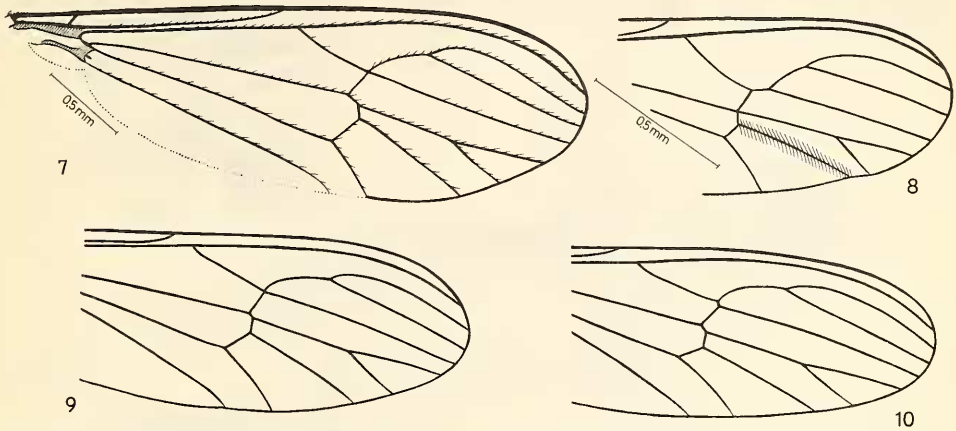

Abb. 7—10. Flügel von *Paradixa succinea* Meunier (7: Neotypus), *Dixa minuta* Meunier (8: Holotypus), *Paradixa filiforceps* n. sp. (9: Holotypus) und *Paradixa distans* (Loew) n. sp. (10: Holotypus). Maßstab für Abb. 7 und 9 wie in Abb. 7 angegeben, Maßstab für Abb. 8 und 10 wie in Abb. 8 angegeben. Der in Abb. 8 dargestellte Flügel ist an der schraffierten Stelle gefaltet.

Paradixa filiforceps **nova spec.** (Abb. 9, 12)

Holotypus: 1 ♂ in der Sammlung Berendt des Institutes und Museums für Palaeontologie der Humboldt-Universität, Berlin, mit der wahrscheinlich von Loew stammenden handschriftlichen Angabe „*Dixa* ♂ sp. 1 *filicornis* Original Dr. B. NB. frühere Abbildung auf Taf. III, Fig. 5".

Das einzige vorliegende Exemplar gehört offenbar zu einer der 4 „*Dixa*"-Arten, deren Vorkommen im Bernstein Loew (1850) erwähnt hat. Der von Loew niemals veröffentlichte Name „*filicornis*" ist inzwischen von Edwards für eine rezente Art vergeben worden. Der Nachweis auf eine frühere Abbildung bezieht sich offenbar auf die von Hagen in seinem Nekrologe Berendt's (1850, Stettin. Ent. Zeitg. 11, p. 300) erwähnten Tafeln, die für das von Berendt geplante umfassende Bernsteinwerk gedruckt, später aber „verworfen", d. h. niemals veröffentlicht wurden.

Unterschiede gegenüber *succinea* und *distans* kann ich nur am Hypopygium erkennen: Das lange Endglied der Zange ist in der Mitte gleichmäßig gekrümmt, so daß der Endabschnitt etwa rechtwinkelig zum Basalabschnitt steht (Abb. 12). Der ganz leicht verbreiterte Endabschnitt ist am Ende gleichmäßig gerundet und innen mit mehreren langen Haaren besetzt.

Paradixa distans (Loew) **nova spec.** (Abb. 10, 13)

Holotypus: 1 ♂ in der Sammlung Berendt des Institutes und Museums für Palaeontologie der Humboldt-Universität, Berlin, mit der wahrscheinlich von Loew stammenden handschriftlichen Angabe: „*Dixa* sp. 2 *distans* ♀ Original Dr. B.".

Paratypus: 1 ♂ in der gleichen Sammlung mit der handschriftlichen Angabe: „*Dixa* Dr. B.".

Auch das ist offenbar eine der 4 „*Dixa*"-Arten, deren Vorkommen im Bernstein Loew (1850) erwähnt hatte (siehe S. 6). Warum Loew das hier als Holotypus ausgewählte Exemplar als ♀ bezeichnet hat, ist mir unklar. Es hat auch mit dem von ihm als „*distans* ♂" bezeichneten Exemplar nichts zu tun, denn dieses gehört zu *Dixa minuta* (siehe S. 7).

Das Endglied der Zange des Hypopygiums (Abb. 13) ist in der Mitte gebogen, ähnlich wie bei *filiforceps*. Es ist aber bei beiden Exemplaren wesentlich kürzer und gedrungener als bei dieser Art. Der Oberrand ist in eine scharfe Spitze ausgezogen. Auf der Innenseite stehen einige lange Borsten.

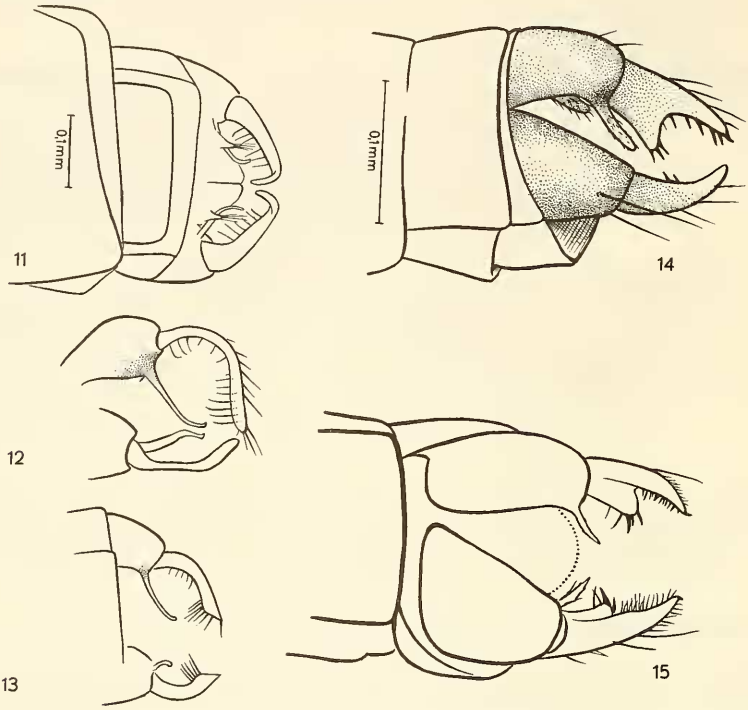

Abb. 11—15. Hypopygium des Männchens von *Paradixa succinea* Meunier (11: Neotypus), *P. filiforceps* n. sp. (12: Holotypus), *P. distans* (Loew) n. sp. (13: Holotypus) und *Dixa minuta* Meunier (14: Holotypus; 15: das von Loew als „*Dixa* ♂ sp. 2 *distans*" bezeichnete Exemplar der Sammlung Berendt, Geolog.-Palaeontolog. Museum Berlin). Maßstab der Abb. 12 und 13 wie in Abb. 11; Maßstab der Abb. 15 wie in Abb. 14.

2. Familie Chaoboridae

In dieser Familie unterscheidet Lane (1949) 10 Gattungen mit zusammen 86 Arten (seither sind noch einige weitere beschrieben worden). Leider gibt es noch keine begründete Darstellung ihrer phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen. Martini (1929/31 und früher) hielt es sogar für „nicht unmöglich, daß es sich bei den Chaborinae (Corethrinae) überhaupt nicht um eine monophyletische Gruppe handelt". Aber dieser Zweifel ist durchaus unzureichend begründet.

Aus dem Bernstein sind 2 Arten beschrieben: *Mochlonyx sepultus* Meunier 1902 und *Corethra ciliata* Meunier 1904.

Die Typen der zuletzt genannten Art sind leider verschollen. Sie würden wahrscheinlich am ehesten Schlüsse auf das Mindestalter mehrerer Teilgruppen der Chaoboridae ermöglichen, da die um *Chaoborus* zu gruppierenden Gattungen der Chaoboridae am artenreichsten und am deutlichsten gegliedert sind.

Dagegen sind die beiden von Meunier (1904) unter dem Namen *Mochlonyx sepultus* beschriebenen Exemplare erhalten. Sie befinden sich zur Zeit im Geologisch-paläontologischen Institut der Universität Göttingen und tragen die Nummern Z 9159 und

Z 9128 (Abb. 16—21). MEUNIER hatte zwar für eines der beiden von ihm erwähnten Tiere die Nummer 9.121 angegeben. Das war aber wahrscheinlich ein Schreib- oder Druckfehler. EDWARDS (1923) vermutet mit Recht, daß *sepultus* Meunier mit der von LOEW (1861) erwähnten *Mochlonyx atavus* identisch ist. Er bezeichnet (1932) *atavus* als nomen nudum. Aber man könnte wohl LOEW's Angabe von 1850, daß sich die ihm aus dem Bernstein bekannte *Mochlonyx*-Art (also offenbar diejenige, die er später *atavus* nannte) von der rezenten „*velutinus*" durch größere Stärke des 2. Tastergliedes unterscheidet, als Diagnose gelten lassen. Leider sind LOEW's Exemplare verschollen.

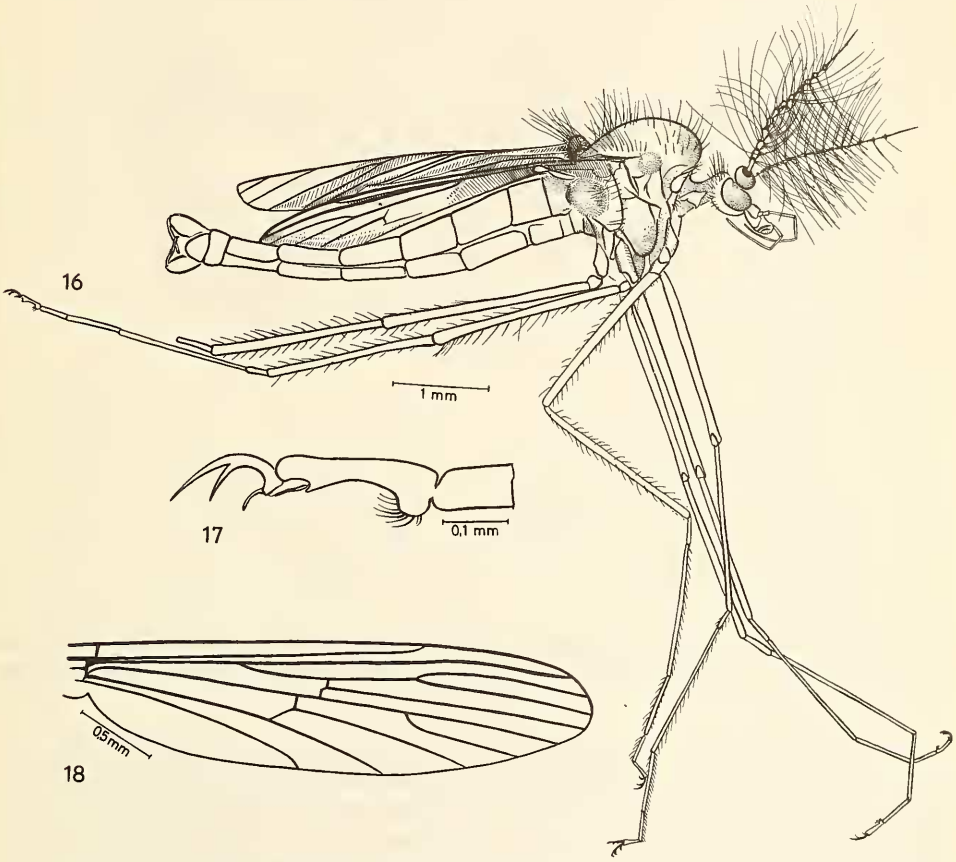

Abb. 16—18. *Mochlonyx sepultus* Meunier — 16: Habitus (Exemplar Nr. Z 9159); 17: Endglied des Mitteltarsus (nach demselben Exemplar); 18: Flügel (Exemplar Nr. Z 9128).

Es ist so gut wie sicher, daß die rezenten Arten der Gattung *Mochlonyx* tatsächlich eine monophyletische Gruppe bilden, zu der auch die Art aus dem Bernstein gehört. Nach EDWARDS (1932) sind 4 rezente Arten zu unterscheiden, von denen 1 in Europa, 2 in Nordamerika endemisch sind, während die 4. über die ganze holarktische Region verbreitet ist.

Eine Beantwortung der Frage, welche Beziehungen zwischen *sepultus* aus dem Bernstein und den rezenten Arten bestehen, würde eine sehr genaue vergleichende Untersuchung aller Arten erfordern und ohne große Bedeutung sein. Ich begnüge mich daher mit der Wiedergabe einiger Abbildungen der fossilen Art (Abb. 16—21).

Auffallend ist, daß die so scharf umschriebene Gattung *Mochlonyx* in der mediterranen Subregion fehlt. Die paläarktischen Arten sind nur aus Mittel- und Nordeuropa bekannt, und auch in Nordamerika hat die Gattung anscheinend eine mehr nördliche Verbreitung. Sie scheint also im Bernstein eindeutig ein Vertreter des nicht sicher nachweisbaren nördlichen Faunenelementes zu sein. Noch merkwürdiger, im Hinblick auf ihr Vorkommen im Bernstein, sind die ökologischen Verhältnisse der Gattung. Nach

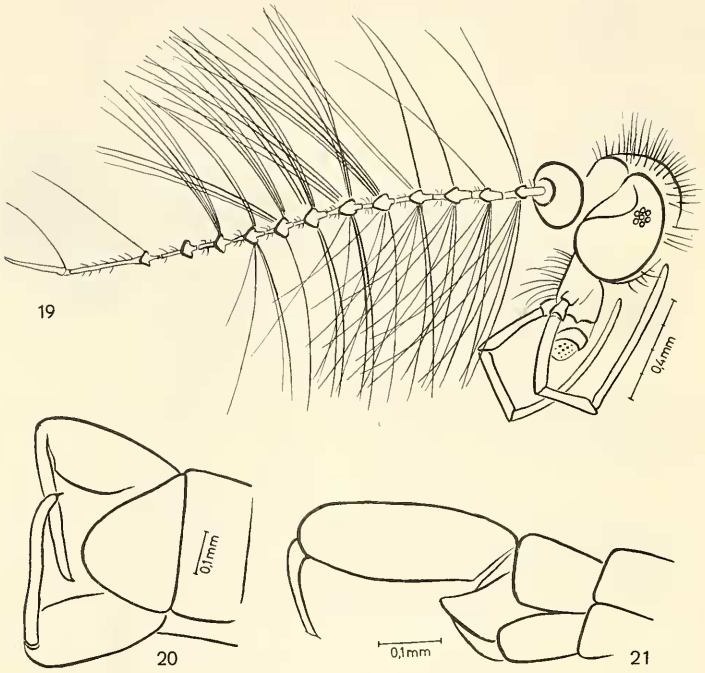

Abb. 19—21. *Mochlonyx sepultus* Meunier — 19: Kopf mit Palpen und linkem Fühler (Exemplar Nr. Z 9159); 20: Hypopygium (Exemplar Nr. Z 9159); 21: Hypopygium, Seitenansicht (Exemplar Nr. Z 9128).

Martini (1929/31) finden sich die Larven „vor allem im ersten Frühjahr in Schneewasser und Regentümpeln (mit den *Aedes*-Larven), die im Sommer auftrocknen. Die Mücken scheinen kurzlebig zu sein. Die Arten überdauern wohl den größten Teil des Sommers und den Winter als Eier.“ Auch Edwards (1932) gibt an, daß nur 1 Generation im Jahr auftritt. Es ist nicht leicht, diese ökologische Charakterisierung der Gattung *Mochlonyx* mit dem in Einklang zu bringen, was sonst über die klimatischen Verhältnisse im Bernsteinwald bekannt ist.

3. Familie Culicidae

Aus dem Baltischen Bernstein erwähnt Loew (1850, p. 29) eine Art, von der er angibt, sie gehöre „der Gattung *Culex* selbst an und ist von *Culex pipiens* und vielen der verwandten lebenden Arten schwer zu unterscheiden ...“ Man muß diese Angabe bei der Kennerschaft Loew's durchaus ernst nehmen. Leider ist das Tier verschollen, und später ist nie wieder ein Exemplar aus der Familie Culicidae im heutigen Sinne im Bernstein gefunden worden.

Von der angeblich aus dem Bernstein beschriebenen *Culex loewii* Giebel hat Edwards (1923 und 1932) schon richtig angegeben, daß sie in Wirklichkeit aus dem Kopal stammt. Er vermutet, daß sie mit der rezenten *Aëdes fulgens* Edw. identisch ist.

Der Typus ist erhalten und befindet sich unter der Nummer 4179 im Naturwissenschaftlichen Museum der Coburger Landesstiftung, Coburg. Einem guten Kenner der Culicidae wird es sicher möglich sein, die Art genau zu identifizieren.[1]

Die bisher bekannten fossilen Culicidae sind im übrigen bei Stone, Knight & Starcke (1959, p. 285) aufgeführt. Außer den bereits von Edwards (1923) kritisch besprochenen Arten sind vor allem *Anopheles rottensis* Statz 1944, *Mansonia martinii* Statz 1944 und *Mansonia varivestita* Statz 1941 aus dem Ober-Oligocän von Rott im Siebengebirge wichtig. Statz hat diese Arten von Martini begutachten lassen. Sie sind zwar jünger als der Baltische Bernstein. Wenn aber einerseits ihre systematische Einordnung und andererseits der Stammbaum der Culicidae von Ross (1951) nur einigermaßen richtig sind, dann bestätigen sie zusammen mit *Aëdes protolepis* Cockerell, *Culex vectensis* Edwards und *Taeniorhynchus? cockerelli* Edwards aus dem Mittel-Oligocän der Isle of Wight (Edwards 1923) die auch nach anderen Erwägungen wahrscheinliche Annahme, daß die Culicidae im Alttertiär bis in sehr untergeordnete Teilgruppen aufgespalten waren.

Ich bin von der Frage ausgegangen, ob es richtiger ist, bei den Culicoidea mehrere Familien (mindestens Dixidae, Chaoboridae, Culicidae) oder nur eine Familie (Culicidae im Sinne der älteren Autoren) zu unterscheiden. Die Frage ist schon frühzeitig ausdrücklich gestellt worden (Eyseli 1905), und sie drängt sich auch ganz von selbst auf angesichts der Tatsache, daß hier bis in die neueste Zeit verschiedene Autoren ganz verschiedene Standpunkte einnehmen. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den in Frage stehenden Gruppen werden dadurch nicht berührt. Sie sind wohl immer („Stammbäume" von Martini 1931, Montschadsky 1937, Ross 1951, Rohdendorf 1964) übereinstimmend, und zwar genauso wie in der vorliegenden Arbeit (Abb. 1), angenommen worden. Wenn es nun richtig ist, daß „there is no known biological phenomenon that would make an erray of forms a family rather than a genus" (Dobzhansky 1963), dann ist jede weitere Frage nach dem Rang dieser Gruppen sinnlos, und ihre Erörterung wäre bestenfalls gerechtfertigt als der Versuch, zu einer zweckmäßigen Konvention zu gelangen. Verknüpft man sie aber mit der Frage nach dem Alter der Gruppen, dann wird sie identisch mit der Frage nach der Vergleichbarkeit der Gruppen in einem genau bestimmten Sinne (Hennig 1965 b, c). Wählt man etwa die Acalyptraten- und Säugetierfamilien zur Bezugsbasis, dann ist von diesem Standpunkt aus die Unterscheidung mehrerer Familien bei den Culicoidea auf jeden Fall „richtiger" als jede andere zur Zeit angebotene Lösung. Allerdings stellt sich dann sofort auch die Frage nach dem Range der Untergruppen dieser Familien: Ist es z. B. richtig, daß im Katalog der nearktischen Dipteren (Stone & alii 1965) bei den Culicidae (Stone) 3, bei den Chaoboridae (Cook) ebenfalls 3 Unterfamilien mit jeweils mehreren Tribus unterschieden, während bei den Dixidae (Hubert) alle Arten in einer Gattung zusammengefaßt werden oder kommt man dem Ziele, alle in einem genau bestimmten Sinne vergleichbaren Gruppen mit dem gleichen Range zu bezeichnen, näher, wenn man auch bei den Dixidae mit Nowell (1951) 2 oder 3 Unterfamilien unterscheidet? Die vorstehenden Erörterungen (S. 5—6) zeigen, daß für die Dixidae die zuletzt genannte Alternative richtiger sein dürfte.

Literaturverzeichnis

Bode, A.: Die Insektenfauna des ostniedersächsischen Oberen Lias. — Palaeontographica 103 (A), p. 1—375, Stuttgart 1953.

Dobzhansky, Th.: Genetic Entities in Hominid Evolution. In Sh. L. Washburn, Classification and Human Evolution, p. 347—362, Chicago 1963.

Edwards, F. W.: Oligocene Mosquitoes in the British Museum, with a Summary of our present Knowledge concerning fossil Culicidae. — Quart. Journ. Geol. Soc. 79, p. 139—155, 1923.

[1] Dr. P. F. Mattingly, London, hat inzwischen ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Toxorhynchites* festgestellt.

Edwards, F. W.: Culicidae, in: Diptera Patag. S. Chile 2, p. 99—110, London 1930.
— Culicidae, in: Genera Insectorum 194, Brüssel 1932.
Eysell, A.: Sind die „Culiciden" eine Familie? — Berichte d. Vereins f. Naturkunde Cassel 49, p. 3—11, 1905.
Freeman, P.: A Revision of the Species of *Dixa* from Africa South of the Sahara. — Proc. R. Ent. Soc. London (B) 25, p. 163—170, 1956.
Hendel, Fr.: Diptera = Fliegen in Kükenthal-Krumbach, Handbuch der Zoologie 4, 2. Hälfte, 2. Teil, Insecta 3, p. 1729—1998, Berlin 1936—1937.
Hennig, W.: Flügelgeäder und System der Dipteren unter Berücksichtigung der aus dem Mesozoikum beschriebenen Fossilien. — Beitr. Ent. 4, p. 245—388, 1954.
— Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. Ent. 10, p. 221—329, 1960.
— Phylogenetic Systematics. — Ann. Rev. Ent. 10, p. 97—116, 1965 a.
— Vorarbeiten zu einem phylogenetischen System der Muscidae. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 141, p. 1—100, 1965 b.
— Die Acalyptraten des Baltischen Bernsteins und ihre Bedeutung für die Erforschung der phylogenetischen Entwicklung dieser Dipteren-Gruppe. — Stuttgart. Beitr. Naturkunde 145, p. 1 bis 215, 1965 c.
Lane, J.: Zoogeography of the Culicidae in the World. — Arquiv. Mus. paranense 7, p. 247—264, Curitiba 1949.
Loew, H.: Über den Bernstein und die Bernsteinfauna. — Programm Realschule Meseritz, 44 pp., 1850.
— Über die Dipterenfauna des Bernsteins. — Amtl. Ber. Vers. Dtsch. Naturf. Ärzte (1860), p. 88—98, Königsberg 1861.
Martini, E.: 11. u. 12. Culicidae in E. Lindner, Die Fliegen der paläarktischen Region, Band III (Liefg. 33, 35, 38, 40, 46, 48, 53), Stuttgart 1929—1931.
— Konvergenzen und Korrelationen im engsten systematischen Raum. — Zool. Anz. 93, p. 239 bis 262, 1931.
Meunier, F.: Les Culicidae de l'ambre. — Rev. Sci. Bourbonnais 15, p. 199—200, 1902.
— Sur un *Corethra* de l'ambre de la Baltique. — Bull. Soc. Ent. France (1904), p. 89—91, 1904.
— Monographie des Tipulidae et des Dixidae de l'ambre de la Baltique. — Ann. Sci. Nat. Zool. (9) 4, p. 349—401, Paris 1906.
Montschadsky, A. S.: Die Evolution der Larven und ihre Beziehung zu der Evolution der Imagines in der Familie Culicidae. — Bull. (Izvest.) Acad. Sci. URSS (math.-nat. Cl., Ser. Biol.) 4, p. 1329—1351, 1937.
Nowell, W. R.: The Dipterous family Dixidae in western North America. — Microentomology 16, p. 185—270, 1951.
— Addenda to the Synoptique Catalogue and Annoted Bibliography of the Dipterous Family Dixidae, published in Microentomology, volume 16, part 2, 1951. — Microentomology 23, p. 131—135, 1958.
Peus, F.: Zur Kenntnis der Dixiden-Fauna Nordeuropas. — Norsk Ent. Tidskr. 4, p. 117—187, Oslo 1936.
Rohdendorf, B. B.: Organy dwuschenija dwukrylych nasekomych i ich proischoschdenie. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk 35, p. 1—180, Moskau 1951 (deutsch: Die Bewegungsorgane der Zweiflügler-Insekten und ihre Entwicklung, in Wiss. Zeitschr. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-nat. Reihe, 8, p. 73—119, 269—308, 435—454, 1958/59).
— Diptera, in A. Orlow & alii, Osnowy paleontologii 9, p. 307—344, Moskau 1962.
— Istoritscheskoje razwitie dwukrylych nasekomych. — Trudy paleont. Inst. Akad. Nauk 100, p. 1—311, Moskau 1964.
Ross, H. H.: Conflict with *Culex*. — Mosquito News 11, p. 128—132, 1951.
Statz, G.: Neue Dipteren (Nematocera) aus dem Oberoligocän von Rott, V. Familie Culicidae (Stechmücken). — Palaeontographica 95 A, p. 108—121, 1944.
Stone, A., Knight, K. L., & Starcke, H.: A Synoptic Catalog of the Mosquitoes of the World. The Thomas Say Foundation, vol. 6. Washington 1959.
Stone, A., & alii: A Catalog of the Diptera of America North of Mexico. — Agriculture Handbook No. 276. Washington 1965.
Takahashi, M.: Revision of Japanese Dixidae. — Mushi 32, p. 1—18, 1958.
Théobald, N.: Les insectes fossiles des terrains oligocènes de France. — Bull. mens. Soc. Sci. Nancy (N. S.) 2 bis, p. 1—473, 1937.

Anschrift des Verfassers:
Professor Dr. Willi Hennig, Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart, Zweigstelle, 714 Ludwigsburg, Arsenalplatz 3